Dinoflagellatenstudien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

Ludwig-Maximilians-Universität München

eingereicht am 9. Februar 1910

von

Victor Jollos.

München

1910.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548322_0093

Dinoflagellatenstudien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

Ludwig-Maximilians-Universität München

eingereicht am 9. Februar 1910

von

Victor Jollos.

ACAD. LUGDUNAT. BIBL.

München
1910.

Abdruck
aus
Archiv für Protistenkunde. Bd. XIX. Heft 2. 1910.
Herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. v. Prowazek
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Gleich vielen anderen freilebenden Mastigophoren ist die Gruppe der Dinoflagellaten oder Peridineen noch relativ wenig genauer bekannt. Seit langem freilich sind zu ihr gehörige Formen untersucht und beschrieben, und groß ist die Zahl der Arbeiten, die im Laufe der Jahre über sie veröffentlicht wurden. Aber bis in die jüngste Zeit interessierten sich die meisten Beobachter nur für die äußere Gestalt, vor allen Dingen für die Struktur der Hülle, und über dem Studium dieses Produktes des Lebendigen wurde die lebendige Substanz selbst gar arg vernachlässigt. Es zeigt sich hier also die gleiche Einseitigkeit der Forschungsrichtung, wie sie Lauterborn für die früheren Diatomeenarbeiten hervorhebt.

Die Ergebnisse der Untersuchungen bis in die Mitte der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts sind auch für die Dinoflagellaten in Bütschli's berühmtem Protozoenwerke erschöpfend dargestellt. Aus dieser Periode sei daher nur erwähnt, daß die ersten Mitteilungen über Peridineen von O. F. Müller (aus dem Jahre 1773) stammen, daß dann Ehrenberg, Bergh, Pouchet und vor allem Stein eine große Anzahl von Arten beschrieben und abgebildet haben, während erst von Klebs genauere Angaben über die innere Organisation, besonders über die Struktur des Kernes gegeben worden sind. Klebs

hat auch als erster festgestellt, daß es sich um zweigeißelige Flagellaten handelt; die früheren Untersucher glaubten außer der Längsgeißel einen Wimperkranz zu sehen, weshalb sie die ganze Gruppe auch als „Cilioflagellaten“ bezeichneten. Aus den letzten 25 Jahren sind gleichfalls nur wenige Arbeiten hervorzuheben, in erster Linie die schöne Untersuchung von Lauterborn über die „Kern und Zellteilung von *Ceratium hirundinella*“. Schütt hat 1895 eine umfassend angelegte Monographie der Peridineen auf Grund des Materials der Planktonexpedition begonnen. Eine Fortsetzung dieser Bearbeitung ist aber bisher nicht erschienen. In den letzten Jahren endlich sind von Zederbauer und Entz Beobachtungen veröffentlicht worden, die eine an die Conjugaten und Diatomeen erinnernde Copulation wenigstens bei *Ceratium hirundinella* wahrscheinlich machen. Da aber die Einzelheiten dieses Vorganges nicht bekannt sind und bei anderen Peridineen eine derartige Vereinigung bisher nicht mit Sicherheit beobachtet werden konnte, so kann die Frage nach der Sexualität bei dieser Gruppe der Protisten noch keineswegs als geklärt gelten. Demgemäß ist noch bei keiner Art der ganze Entwicklungsgang festgestellt; die cytologischen Kenntnisse sind gleichfalls bisher sehr lückenhaft, und gerade der Punkt, der am besten untersucht worden ist, die Kernteilung (nach Lauterborn), gibt zu manchen Fragen von allgemeinerer Bedeutung Anlaß, da nicht unerhebliche Unterschiede gegenüber den anderen Protozoen zunächst zu bestehen scheinen. Daß endlich auch die Beziehungen der Peridineen zu anderen Protistengruppen wie ihre systematische Stellung überhaupt nach den bisherigen Forschungen noch unsicher sind, versteht sich danach wohl von selbst.

Material und Untersuchungsmethoden.

Zum Teil sind die mangelhaften Kenntnisse von der Organisation und Entwicklung der Dinoflagellaten durch die Schwierigkeiten der Beobachtung und Behandlung des Materials verursacht. Wohl kann man Süßwasser- wie Meeresformen meist in genügenden Mengen beschaffen und wenigstens kurze Zeit am Leben erhalten, aber Kulturen, die bei anderen Einzelligen das Studium so sehr erleichtern, ließen sich infolge der großen Empfindlichkeit der Dinoflagellaten nicht herstellen, so daß man auf eine Kombination der zufällig im

Freien gefundenen Stadien angewiesen war. Erst unlängst ist es Küster (1908) gelungen, zum ersten Male eine Peridinee, und zwar ein marines *Gymnodinium* zu kultivieren. Diese Art tritt sehr häufig in Meerwasseraufgüssen von Fucusmaterial (*Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*) aus Helgoland auf, läßt sich daraus leicht von anderen Protozoen isolieren und nach den Angaben von Küster sowohl in künstlichem Meerwasser, dem etwas Fucusextrakt zugesetzt wird, wie auch auf festen Nährböden aus Agar (oder Gelatine) + Fucusextrakt zu reichlicher Vermehrung bringen.

Da man auf diese Weise ständig lebendes Material zur Verfügung hat, so ging ich bei meinen Untersuchungen von *Gymnodinium fucorum* — so nannte Küster die von ihm kultivierte Form — aus. Eine Aufgußkultur wurde mir zunächst von Herrn Prof. E. Küster freundlichst zur Verfügung gestellt, dem ich auch hier für sein Entgegenkommen bestens danke; später konnte ich mehrmals Gymnodinien direkt aus Helgoländer Fucus züchten. Die Isolierung und Kultur erfolgte meist nach den Angaben von Küster; recht gut vermehrten sich die Gymnodinien aber auch längere Zeit auf gewöhnlichem dünnflüssigen Bouillonagar (ohne Fucusextrakt), wie er von Frosch für die Kultur von Amöben angegeben worden ist. Setzt man einen Tropfen Meerwasser mit Gymnodinien auf einen solchen Nährboden, so sinken die Flagellaten mit dem Verdunsten der Flüssigkeit etwas in das Substrat ein und encystieren sich. In der Cyste erfolgt auch die Teilung. Durch leichtes Andrücken eines Deckgläschens erhält man nun mit Leichtigkeit ein Abklatschpräparat mit derartigen encystierten Gymnodinien. Nur ältere Cysten bleiben hierbei gewöhnlich nicht am Glase haften, können aber mit einer Platinöse mit etwas Agar oder Gelatine ausgestrichen werden. Konserviert wurden die Abklatsch- und Ausstrichpräparate mit Sublimatalkohol nach Schaudinn sowie Flemming'scher und Hermann'scher Lösung. — Ungleich schwieriger ist die Fixierung der freien Flagellatenform. *Gymnodinium fucorum* setzt sich an Deckgläschen weder am Boden noch an der Oberfläche der Flüssigkeit fest. Auch bei Ausstrichen mit etwas Eiweiß oder Gelatine oder Massenkonservierung zusammen mit der Flüssigkeit und nachträglichem Centrifugieren erzielt man infolge der großen Empfindlichkeit der Gymnodinien keine guten Resultate. Vor allem gehen die Geißeln stets verloren. Die relativ günstigsten Ergebnisse erhielt ich auf die Weise, daß auf einem Objektträger oder Deckgläschen zu einem kleinen Tropfen Meerwasser mit zahlreichen Flagellaten mehrere Tropfen 1 proz. Osmiumsäure oder noch besser Pikrinessigsäure hinzu-

gesetzt wurden. Nach 10—15 Minuten wurde mit Wasser resp. 70proz. Alkohol abgespült und dann in üblicher Weise weiterbehandelt. Bei dieser Methode bleibt wenigstens ein kleiner Teil der Gymnodinien auch während des Färbens und Einschließens haften und wird auch ganz leidlich konserviert. Neben *Gymnodinium fucorum* wurden zu Vergleichszwecken mehrere marine Ceratiumarten — vor allem *Ceratium tripos* — untersucht. Das Material erhielt ich von der Biologischen Anstalt Helgoland zugesandt. Für die sorgfältige, meinen Wünschen entsprechende Konservierung (auch hierbei wurde meistens Sublimatalkohol oder Flemming'sche Lösung angewandt) bin ich Herrn Dr. Mielck zu besonderem Dank verpflichtet. Zur Färbung benutzte ich vor allem das Heidenhain'sche Eisenhämatoxylin, sowie Delafield's Hämatoxylin. Gelegentlich wurden daneben auch andere Farbstoffe angewandt, die aber weniger gute Resultate ergaben, so Boraxkarmin, Saffranin und das Eosin-Azurgemisch nach Giemsa. Das Delafield'sche Hämatoxylin gibt bei *Gymnodinium fucorum* Bilder, die an Schärfe und Klarheit den mit Eisenhämatoxylin erzielten nur wenig nachstehen, besonders wenn man stark überfärbt und dann mit Salzsäurealkohol differenziert.

I. *Gymnodinium fucorum* Küster.

Die freien Flagellaten.

Die äußere Gestalt und das Verhalten von *Gymnodinium fucorum* in Nährlösungen sowie auf Fucusagar und Fucusgelatine ist bereits von Küster (1908) beschrieben worden. Die freien Flagellaten sind nach seiner Schilderung durchaus asymmetrisch, stets etwas länger als breit. Die Querfurche steigt mäßig steil in Spiralwindung an; die Vorderhälfte der Zelle ist etwas voluminöser als die hintere. Chromatophoren fehlen. Die hintere Geißel ist $1^1/_2$—2mal so lang wie die Zelle und leicht zu sehen, während die kurze Seitengeißel nur an absterbenden Individuen gut beobachtet werden kann. Während alle diese Angaben auch für das von mir untersuchte Material durchaus zutreffen, bestehen hinsichtlich der Größe erhebliche Unterschiede. Küster gibt als Durchschnittslänge 65—75 μ, als größte gemessene Länge 85 μ, als kleinste 28 μ an. Meine Gymnodinien, und zwar sowohl die mir von Prof. Küster überlassenen, wie die von mir selbst gezüchteten, waren meist 15—20 μ und nie mehr als 40 μ

lang. Es wäre also möglich, daß es sich hier um zwei verschiedene Arten handelt. Entscheiden läßt sich dies aber kaum, da ja die Größenunterschiede allein besonders bei Protozoen nicht zur Trennung von Arten genügen und die übrigen äußeren Merkmale in beiden Fällen übereinstimmen, die innere Struktur aber ist von KÜSTER nicht untersucht worden.[1])

Beim Abtöten der Flagellaten schwinden auch bei der besten Konservierung die beiden Furchen fast vollständig; sie sind also bei dieser Art offenbar im wesentlichen nicht durch die Struktur der Oberfläche, sondern durch die Protoplasmaspannung, zum Teil wohl auch durch die Tätigkeit der Geißeln bedingt. Die konservierten Gymnodinien haben demgemäß ihre charakteristische Gestalt ganz verloren. Nur eine leichte Einschnürung der Zelle auf beiden Seiten markiert die frühere Lage der Querfurche.

Von den Geißeln sei schon hier erwähnt, daß sie entweder direkt oder durch Vermittlung eines Basalkornes vom Caryosom, genauer vom Centriol, des Kernes ausgehen, von dem sie auch genetisch ihren Ursprung nehmen. Im einzelnen soll erst später darauf eingegangen werden. Auch die Struktur von Plasma und Kern der Gymnodinien wollen wir genauer an den encystierten Formeln behandeln, da sie dort besser beobachtet werden können. Diese Strukturen sind ja bei den freien Flagellaten und bei den Cysten im wesentlichen die gleichen.

Die Cysten.

Die Encystierung erfolgt bei *Gymnodinium fucorum* einmal vor Beginn der Vermehrungsvorgänge, wie schon KÜSTER angibt, in ziemlich regelmäßiger Folge, etwa alle 24 Stunden. Außerdem läßt sie sich aber willkürlich dadurch erzeugen, daß die Flagellaten mit nur wenig (allmählich verdunstendem) Wasser auf einen ziemlich festen Nährboden gebracht werden. In beiden Fällen ist der Vorgang zunächst der gleiche: Die Gymnodinien verlieren die Geißeln, runden sich ab, während die Furchen schwinden, und umgeben sich mit einer Membran, die bei den Fortpflanzungscysten meist ziemlich zart bleibt, bei den nur zum Schutze gebildeten dagegen allmählich dicker und fester wird, so daß schließlich keinerlei Farbstoffe hindurchgehen können. Dieser Umstand muß natürlich bei der Herstellung

[1]) Sicher kommen in Fucusaufgüssen gelegentlich mehrere Gymnodinienarten vor; so konnte ich zweimal eine etwas kleinere und schlankere Form mit Chromatophoren beobachten.

der Präparate sehr in Rechnung gezogen werden. Zwischen Fortpflanzungs- und Schutzcysten läßt sich sonst kein Unterschied machen, schon deswegen nicht, weil auch in den „Schutzcysten", wenn man sie entsprechend lange ohne Wasserzusatz hält, die Gymnodinien in normaler Weise zur Teilung schreiten. — Auf festen und ziemlich trockenen Nährböden können sich die Flagellaten im encystierten Zustand sehr lange am Leben erhalten. In einem Falle schlüpften noch nach vier Monaten aus derartigen Cysten nach Wasserzusatz normale Gymnodinien aus. Für gewöhnlich scheinen sie allerdings solchen ungünstigen Bedingungen schon weit eher zu erliegen. Eine sichere Cellulosereaktion konnte ich übrigens — ebenso wenig wie Küster — auch nicht bei den ältesten und dicksten Cystenmembranen feststellen.

Protoplasma und Kern.

Das Plasma der Gymnodinien besteht aus großen, ziemlich regelmäßigen Waben, die besonders bei älteren Cysten mit geradezu schematischer Deutlichkeit hervortreten (Fig. 23), da alsdann die das Bild anfänglich trübenden Nähr- und Reservestoffe mehr oder weniger aufgebraucht sind. Nicht selten findet man im Plasma — besonders bei Cysten auf Fucusagarnährböden — Tropfen einer ölartigen Flüssigkeit, die sich in Alkohol nicht lösen, aber durch Osmiumsäure in charakteristischer Weise geschwärzt werden. Ihr Auftreten hängt wohl von der Beschaffenheit des Nährsubstrates ab, da sie gewöhnlich ungefähr gleichzeitig bei fast allen Individuen einer Kultur oder doch wenigstens eines Kulturbezirkes zu beobachten sind. Die Öltropfen können stark anwachsen (Fig. 21), sogar $^3/_4$ des Zellinhaltes und mehr einnehmen. So lange sie nicht gar zu groß sind, scheinen die Lebensprozesse kaum gestört zu sein; die betreffenden Gymnodinien können sich in normaler Weise teilen (Fig. 22), und bei Zusatz von Wasser entstehen wieder die freien Flagellatenformen, bei denen die Öltropfen allmählich schwinden. —

Der Kern von *Gymnodinium fucorum* nimmt in der Cyste keine bestimmte Lage ein. Man sieht ihn ungefähr ebenso oft in der Mitte, wie einer Seite genähert; bei den freien Flagellaten befindet er sich gewöhnlich in der unteren Hälfte. Meist besitzt er eine relativ ansehnliche Größe. Im Leben kann man mitunter eine zarte Kernmembran erkennen, an gefärbten Präparaten war sie aber niemals nachweisbar. Der Kern besteht aus einem feinen Wabenwerk, das aber nur selten gleichförmig erscheint. Für gewöhnlich sieht man eine größere Anzahl von Körnern chromatischer Substanz in

ziemlich regelmäßiger Anordnung eingelagert. Infolge ihrer intensiven Färbbarkeit treten diese Körner so stark hervor, daß man zunächst nur sie allein bemerkt und die zwischen ihnen gelegenen erheblich blasseren und feineren Wabenwände häufig nur schwer feststellen kann. Im Kerne findet sich ferner bald in der Mitte, bald an der Seite ein meist ansehnliches — in seiner Größe übrigens wechselndes — Kernkörperchen (Caryosom), das von einer Art Membran umschlossen sein kann (Fig. 2, 3). Im Innern des Caryosoms wiederum liegt ein kleines Körperchen, das wegen seiner gleich zu besprechenden Funktion bei der Teilung als Centriol bezeichnet werden muß. Bei der ruhenden geißellosen Zelle ist dies Centriol nur sehr selten deutlich zu erkennen (Fig. 1), anders verhält es sich bei der Kernteilung und, was wie wir sehen werden prinzipiell fast auf das gleiche hinauskommt, bei der Geißelbildung.

Vermehrung und Geißelbildung von *Gymnodinium fucorum*.

Von der Teilung sind im Leben nicht viele Einzelheiten zu erkennen, da die Beobachtung durch die Cystenmembran und vor allem durch die geringe Größe der Gymnodinien sehr erschwert ist. Immerhin sieht man an günstigen Objekten, wie sich das vorher ungefähr kugelige Caryosom allmählich in die Länge streckt, worauf der Kern nach beiden Seiten auseinanderweicht. Das Caryosom zerfällt in zwei sich abkugelnde Teile, um jeden rundet sich die Hälfte des schon vorher durchschnürten Außenkernes, und die so entstandenen neuen Kerne rücken auseinander. Die Teilungsvorgänge spielen sich sehr langsam ab. In den von mir beobachteten Fällen vergingen von Beginn der deutlichen Streckung des Caryosoms bis zum Auseinanderrücken der fertigen Tochterkerne mehrere Stunden. Während die Beobachtung im Leben äußerst schwierig ist und überhaupt nur unter günstigen Umständen — bei großen Cysten mit sehr dünner Membran und klarem Plasma — gelingt, lassen sich an den gefärbten Präparaten alle Einzelheiten der Teilung meist mit Leichtigkeit feststellen.

Im Innern des Caryosoms tritt zunächst das schon oben erwähnte Körperchen (Centriol) deutlicher hervor (Fig. 1), es teilt sich, und die beiden Tochtercentriole rücken auseinander, bleiben aber noch durch eine feine Brücke („Centrodesmose“) verbunden (Fig. 2). Mit dem weiteren Auseinanderweichen der Centriole streckt sich auch das Caryosom in die Länge; war es von vornherein nur klein und chromatinarm, so erscheint es auf diesem Stadium im

wesentlichen nur als schmaler, die Centriole und Centrodesmose umgebender hellerer Hof (Fig. 4 u. 5). Die weiteren Teilungsvorgänge können nun in etwas verschiedener Weise ablaufen: In ziemlich seltenen Fällen (Fig. 6 u. 7) streckt sich das Caryosom nur wenig und teilt sich alsbald; die beiden Tochtercaryosome runden sich ab und bleiben noch kurze Zeit miteinander verbunden. Dann schwindet aber auch diese Verbindung, und es ist ein Kern mit zwei selbständigen Caryosomen entstanden (Fig. 7). Die Caryosome rücken immer weiter voneinander ab, und dementsprechend weicht auch der Außenkern allmählich auseinander, bis er sich schließlich in der Mitte durchschnürt.

Für gewöhnlich wird aber dieses Stadium auf einem etwas anderen Wege erreicht: Dem Auseinanderweichen der Centriole folgend, streckt sich das Caryosom sehr in die Länge (Fig. 8, 9). Dementsprechend wird auch der Außenkern in der gleichen Richtung auseinandergetrieben. Ungefähr in seiner Mitte tritt allmählich eine sich ständig vertiefende Einschnürung auf (Fig. 8), bis zwei selbständige und voneinander abrückende Außenkerne entstehen, die nur durch das langgestreckte Caryosom in der Mitte verbunden sind. Schließlich teilt sich auch das Caryosom durch, seine Masse rundet sich um die Centriole an den beiden Enden ab, und auch die Außenkerne schließen sich rings herum, so daß auch auf diese Weise nunmehr in der Zelle zwei dem ursprünglichen analog gebaute Kerne liegen, die allmählich auseinanderrücken, aber noch längere Zeit durch die sich zwischen den Centriolen spannende Centrodesmose verbunden bleiben können.

Die einzelnen Phasen der Teilung verlaufen nun keineswegs immer genau in der soeben beschriebenen Ordnung. Die Durchschnürung von Caryosom und Außenkern erfolgt bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander, so daß bald der eine, bald der andere Teil etwas voraus ist (vgl. Fig. 8—10). Nur die Teilung des Centriols und der Beginn der Caryosomstreckung findet unter allen Umständen vor dem Auseinanderweichen des Außenkernes statt. Die einzelnen Phasen und Variationen der Teilung zeigen, wie schon hier erwähnt sei, ebenso wie die Struktur des Kernes eine überraschend weitgehende Übereinstimmung mit *Oxyrrhis marina* nach der Beschreibung und den Abbildungen von Keysselitz (1908). Auf die Einzelheiten und die Bedeutung dieser Übereinstimmung wird noch zurückzukommen sein.

Mit einigen Worten muß aber noch auf das interessante Verhalten des Centriols von *Gymnodinium fucorum* eingegangen werden:

Es erscheint nämlich zweifelhaft, ob sich hier überhaupt jemals im Ruhestadium ein einfaches Centriol befindet, oder ob es nicht schon immer geteilt ist und die „Tochtercentriole“ nur lange nahe beieinander liegen. Für die letztere Annahme spricht einmal der Umstand, daß das Centriol in den wenigen Fällen, wo es überhaupt ungeteilt klar dargestellt werden konnte, stets länglich-oval erschien (Fig. 1). Sodann aber zeigte ein Teilungsbild (Fig. 3) mit aller Deutlichkeit, daß die eben auseinanderweichenden und noch durch die Centrodesmose verbundenen Centriole selbst schon wieder geteilt waren, und zwar ungefähr im rechten Winkel zur ersten Teilungsrichtung. Es handelt sich also um ähnliche Verhältnisse, wie sie Rosenbusch bei der Teilung des Blepharoplastes von Trypanosomen beobachtet hat. Rosenbusch und Prowazek weisen auch bereits auf die Analogie mit der von Nemec bei *Allium* und Bonnevie bei *Ascaris* beschriebenen frühzeitigen Chromosomenspaltung hin, und auf diesen Erscheinungen fußend, hat Prowazek (1910) unlängst eine sehr plausible Zellteilungshypothese skizziert.

Die beiden bei *Gymnodinium* aus der Teilung hervorgehenden Kerne sind in der Regel annähernd gleichgroß; ab und zu sieht man aber auch ausgesprochen heteropole Kernteilungen, denen jedoch keine besondere Bedeutung zuzukommen scheint. Ein derartiger Fall ist in Fig. 20 wiedergegeben.

Die Durchschnürung des Plasmas kann zu verschiedener Zeit einsetzen, gewöhnlich erst nach Vollendung der Kernteilung, manchmal schon erheblich früher. Sie erfolgt ziemlich genau in der Mitte der Zelle zwischen den beiden auseinander rückenden Kernen, und zwar meist gleichzeitig von beiden Seiten von der Peripherie zum Centrum fortschreitend. Mitunter ist die Durchschnürung des Plasmas schon fast vollzogen, während die Verbindung zwischen den beiden Centriolen der Kerne (Centrodesmose) noch besteht (Fig. 11). — Nach Ablauf der Teilung liegen zwei halbkugelige Zellen dicht nebeneinander, an der Peripherie zunächst noch fest von der Cystenmembran umschlossen. Nur an den beiden einander gegenüberliegenden Durchschnürungsstellen ist das Plasma etwas zurückgetreten, und von hier aus erfolgt dann die allmähliche Loslösung der Zellen von der Cystenmembran. Gleichzeitig weichen sie auch etwas auseinander und beginnen mit der Geißelbildung (Fig. 12), deren Einzelheiten erst später geschildert werden sollen. Häufig ist die Cystenmembran schon während der Plasmateilung geschwunden; umgekehrt kann sie aber auch — besonders bei sehr festen Nährböden — noch lange unverändert bleiben. Die beiden Zellen lösen

sich in diesem Falle ganz von der Membran los und runden sich ab (Fig. 13); das Ausschwärmen der Gymnodinien, meist auch schon die Geißelbildung erfolgt aber erst nach Zusatz von Wasser.

Neben der von uns bisher betrachteten Zweiteilung der Gymnodinien kommt es in der Cyste nicht allzu selten zu einer etwas anders verlaufenden Vermehrung. Zunächst durchschnürt sich der Kern in der üblichen Weise und die Tochterkerne rücken auseinander. Statt aber nunmehr zu ruhen oder zur Geißelbildung zu schreiten (s. u.), teilen sie sich alsbald noch einmal, und zwar meist senkrecht zur ersten Teilungsrichtung (Fig. 14—16). Der Verlauf der Durchschnürung ist bis in alle Einzelheiten der gleiche, wie das erste Mal; auch hier finden sich die mannigfachsten Variationen in der Aufeinanderfolge der verschiedenen Phasen der Caryosom- und Außenkernteilung. Die zweite Durchschnürung vollzieht sich bei den beiden Kernen unabhängig voneinander. Man findet sie daher fast ebenso häufig auf verschiedenen wie auf denselben Teilungsstadien. Das gleiche gilt auch vom Plasma (Fig. 17). Die oben beschriebene erste Plasmadurchschnürung erfolgt schon vor oder während der zweiten Kernvermehrung. Später teilt sich das Plasma dann noch einmal, mitunter zerfällt es aber auch erst nach Bildung der vier Kerne gleichzeitig in vier Teile.

In vereinzelten Fällen schreitet ferner nur der eine Kern zu einer abermaligen Durchschnürung, während beim anderen die Geißelbildung beginnt (Fig. 19). Auf diese Weise erklärt sich wohl das gelegentliche (aber seltene) Auftreten von drei statt vier oder zwei ausgebildeten Gymnodinien innerhalb einer Cystenmembran.

Geißelbildung.

Bevor die jungen Gymnodinien die Cyste verlassen, resp. auseinandergehen, wird der Geißelapparat mehr oder weniger vollständig ausgebildet.

Beide Geißeln entstehen, wie schon erwähnt, vom Kerne aus, doch scheint bei der Genese der hinteren und der Seitengeißel ein kleiner Unterschied zu bestehen. Die in der Querfurche verlaufende seitliche Geißel kommt in der Weise zustande, daß sich das Centriol (und Caryosom) heteropol teilt (Fig. 24). Der neu entstehende kleine Körper bleibt entweder im oder doch dicht am Kern liegen und durchschnürt sich noch einmal. Die eine Teilungshälfte verbleibt als „Basalkorn“ an ihrem Platze, während die andere durch das Plasma zur Peripherie der Zelle rückt (Fig. 25). Die zwischen den

beiden Teilstücken sich spannende Centrodesmose wird zur Geißelfibrille. Das Basalkorn und die am peripheren Ende der noch nicht vollständig ausgebildeten Geißel nachweisbare Verdickung (Fig. 25) beweisen deutlich diese Genese.

Die Entstehung der hinteren Geißel weicht nur darin von der der seitlichen ab, daß ein Teilungsschritt offenbar unterbleibt: Vom Caryosom wird nicht erst ein sich nochmals teilendes „Basalkorn" abgeschnürt, sondern gleich bei der ersten (heteropolen) Teilung rückt das sich ablösende Körperchen durch das Plasma nach außen, und seine bestehenbleibende Verbindung mit dem Centriol wird zur Geißelfibrille. Demgemäß kann man auch die Längsgeißel ohne Unterbrechung bis zum Caryosom an besonders günstigen Präparaten bis zum Centriol verfolgen (s. Taf. XI Fig. 26 Taf. X Fig. 12 rechts). Dennoch ist das Fehlen eines Basalkornes der hinteren Geißel nicht absolut sicher; häufig bleibt nämlich bei der Seitengeißel die Verbindung des Basalkornes mit dem Centriol bestehen, und wenn dann noch das Basalkorn selbst sehr klein ist, so wird auch hier ein unmittelbarer Ursprung der Geißel aus dem Caryosom resp. Centriol vorgetäuscht. Bei der hinteren Geißel könnte man also an ähnliche Verhältnisse denken. Auf jeden Fall aber entstehen beide Geißeln auch bei *Gymnodinium* durch Teilungsvorgänge aus dem Caryosom (resp. Centriol), also prinzipiell in der gleichen Weise, wie wir es seit Schaudinn's bahnbrechenden Untersuchungen bei einer ganzen Reihe von Flagellaten kennen gelernt haben, und wie es wohl für alle fibrillären Bildungen der Zellen gilt.

Nach Ausbildung des lokomotorischen Apparates oder auch schon vorher löst sich die Cystenmembran, und die jungen Flagellaten schwärmen auseinander. Damit ist also wieder das Stadium erreicht, von dem wir bei unserer Betrachtung ausgingen.

Schwärmerbildung.

Monatelang wechseln auf diese Weise bewegliche Formen und Cysten regelmäßig miteinander ab. Irgendwelche weiteren Entwicklungsstadien sind nicht zu beobachten, vor allen Dingen also keine Spur irgend eines sexuellen Vorganges, den man doch nach Analogie mit allen anderen genauer bekannten Protozoen auch hier annehmen sollte. Alle Versuche durch Wechsel der äußeren Lebensbedingungen — Änderung der Temperatur, der Konzentration des Mediums und der Art der Nährlösung — führten zu keinem Er-

gebnis. Allzuweit kann man übrigens in dieser Richtung wegen der Empfindlichkeit der Gymnodinien nicht gehen.

Was auf experimentellem Wege nicht zu erreichen war, trat plötzlich „von selbst“ ein. In mehreren geschlossenen Schalen, in denen ich zahlreiche Gymnodinien einige Monate — allerdings nicht in „Reinkultur“ gezüchtet hatte, erschienen Ende November 1909 auf einmal zahlreiche kleine Flagellaten, die ich vorher nicht beobachtet hatte (Fig. 30—41). Obwohl natürlich zunächst an eine Verunreinigung der Kultur zu denken war, so erregten doch die charakteristische Ausbildung des lokomotorischen Apparates und die von den Protomonadinentypen etwas abweichende Beschaffenheit des Kernes in mir den Verdacht, daß es sich hier um Entwicklungsstadien von *Gymnodinium fucorum* handele. Um dies klarzustellen wurden mehrere „Reinkulturen“ der kleinen Flagellaten auf mit künstlichem Meerwasser überschichteten Fucusagarplatten angelegt, d. h. natürlich nur protozoische Reinkulturen, da ja Bakterien bei den hier angewandten Methoden stets vorhanden sind, aber nicht stören. Die Trennung von den Gymnodinien und etwa noch vorhandenen Infusorien gelingt ziemlich leicht, da die kleinen Flagellaten sich außerordentlich rasch vermehren. Bringt man daher einige Tropfen der ursprünglichen Mischkultur auf eine frische Fucusagarplatte mit Seewasser, so wimmelt die Flüssigkeit schon nach drei Tagen von den kleinen Flagellaten, während die anderen Protozoen, vor allem die großen Gymnodinien sich nur relativ schwach vermehrt haben. Impft man nun in entsprechender Weise von der ersten Platte auf eine zweite und so weiter, so erhält man bald — spätestens wohl auf dem vierten Nährboden — nur noch die kleinen Flagellaten. Um aber ganz sicher zu gehen, wurden von diesen letzten Kulturen kleine Tropfen auf einen Objektträger gebracht, unter dem Mikroskop genau auf das Fehlen von Gymnodinien geprüft und dann erst auf drei frische Kulturschalen verimpft. In allen Fällen vermehrten sich die kleinen Flagellaten in den Kulturen äußerst rasch — bei Zimmertemperatur besser als bei 28° — und behielten die intensive Teilungsfähigkeit längere Zeit bei. In allen Kulturen — also auch in den drei unter den oben beschriebenen besonderen Vorsichtsmaßregeln hergestellten — traten nun nach etwa drei Wochen typische Gymnodinien auf. Zunächst erschienen sie etwas kleiner als die gewöhnlichen Formen und traten nur ganz vereinzelt auf, nach 4—5 Wochen aber waren sie in großer Zahl vorhanden und entsprachen vollkommen den von mir ursprünglich untersuchten Stadien

von *Gymnodinium fucorum*. Nach diesem klaren Ergebnis der Kulturversuche kann wohl an der Zugehörigkeit der kleinen Flagellatenform zum Entwicklungsgang von *Gymnodinium fucorum* nicht mehr gezweifelt werden. Cytologisch konnte ich ihre Entstehung leider nicht verfolgen und kann auch fürs erste keine weiteren Untersuchungen in dieser Richtung vornehmen, da bisher weder aus den neu entstandenen Gymnodinien noch bei nunmehr frisch aus Fucusmaterial angesetzten diese Stadien auftraten, was ja auch nicht weiter wundernehmen kann, da eine derartige Schwärmerbildung offenbar nur in großen Zwischenräumen — nach vielen hunderten von Teilungen erfolgt.

Die kleinen Schwärmer (diese indifferente Bezeichnung ist wohl zunächst am zweckmäßigsten), variieren in Gestalt und Größe nicht unbeträchtlich (Fig. 30—33). In der Regel sind sie etwa 5μ lang und 3μ breit, doch kommen auch nahezu kugelige und dabei erheblich größere Formen vor (Fig. 32). Das Plasma ist ziemlich grob-wabig und enthält meist keine geformten Einschlüsse. Der Kern liegt ungefähr in der Mitte. Er besteht aus einem im Vergleich zur Zelle recht großen Caryosom, das von einer Kernsaftzone von verschiedener Breite und wechselndem Chromatingehalt umgeben wird. Anfänglich — bei den ersten Flagellatengenerationen — erscheint der Außenkern fast chromatinlos (Fig. 32, 40), späterhin findet sich aber chromatische Substanz in diffuser Verteilung (Fig. 30, 39). Im Caryosom ist, wie zu erwarten war, ein Centriol nachweisbar.

Zwei Geißeln von verschiedener Länge sind vorhanden, die von einem Basalkorn entspringen, das bald im vorderen Ende der Zelle, bald unmittelbar am Kerne liegt (Fig. 30, 38). Mitunter kann man statt des einen Kornes zwei dicht nebeneinander befindliche unterscheiden. Bei der Bewegung ist die längere Geißel nach hinten umgebogen und legt sich nicht selten über den Körper des Flagellaten, die kürzere geht nach vorn oder nach der Seite. Die Genese der Geißeln ist prinzipiell die gleiche, wie ich sie oben bei den „großen“ Gymnodinien geschildert habe. Aus dem Caryosom (Centriol) des Kernes entsteht durch Teilung das Basalkorn, das durch weitere Durchschnürungen die Geißelfibrillen bildet. Die mitunter nebeneinander zu beobachtenden zwei Basalkörner machen es wahrscheinlich, daß das vom Caryosom (Centriol) abgelöste Körperchen erst ein zweites bildet, worauf sich beide noch einmal teilen. Aus den Centrodesmosen, zwischen den Teilungshälften, werden die beiden Geißelfibrillen. Ganz sicher sind aber diese Einzelheiten bei der außerordentlichen Kleinheiten der Gebilde nicht zu verfolgen. Da auch

hier die Verbindung zwischen Basalkorn und Caryosom (Centriol) erhalten bleiben kann, so ist die Entstehung der Geißeln aus dem Kern noch nach ihrer Ausbildung nicht selten klar zu sehen (Fig. 31, 37, 39—41).

Infolge der dauernden intensiven Vermehrung der Schwärmer beobachtet man recht häufig Teilungsstadien, und zwar durchschnürt sich der Kern auf mitotische Weise; man kann klare Spindeln mit gut ausgebildeten Polen und Äquatorialplatten beobachten (Fig. 34, 35). Die Chromosome sind natürlich sehr klein und liegen dicht nebeneinander, lassen sich aber doch nicht selten gut auseinanderhalten (Fig. 35); die Pole der Spindel werden von den Centriolen gebildet, die in der Regel von einer Zone chromatischer Substanz (Polkappen, Centroplasmen) umgeben sind. Das Vorhandensein einer typischen Mitose läßt sich aber nur während kurzer Zeit nachweisen: Die Spindelfasern bleiben nicht lange erkennbar, auch die zur Äquatorialplatte angeordnete chromatische Substanz lockert sich auf und wandert zu den Polen; nur eine von Pol zu Pol ziehende Verbindung (Centrodesmose) bleibt noch längere Zeit bestehen, so daß diese späteren Stadien einen etwas einfacheren Teilungsmodus vortäuschen können, wie wir ihn etwa bei den typischen Gymnodinienformen verfolgt haben (Fig. 36, 37). Es finden sich hier also die gleichen Verhältnisse, wie sie von Rosenbusch (1909) für Trypanosomen festgestellt sind, nachdem andere Forscher (Moore und Breinl) durch die von ihnen allein beobachteten Endstadien zur Annahme einer „amitotischen" Durchschnürung verleitet worden waren.

Aus Bildern wie Fig. 37 geht ferner hervor, daß sich die Spindel mit Äquatorialplatte und Polen wohl nur aus Caryosommaterial aufbaut, da der hier ungewöhnlich große und so gut wie chromatinlose Außenkern trotz des vorgerückten Teilungsstadiums sich noch unverändert erhalten hat. Bei der geringen Größe der Flagellaten ist aber dieser Punkt kaum völlig einwandsfrei klarzustellen. — Die Kernteilung erfolgt fast immer in der Richtung der Längsachse der Zelle (Fig. 35), die beiden jungen Kerne rücken aber dann ungefähr nebeneinander, so daß sie zusammen den größeren Teil des kleineren Durchmessers einnehmen (Fig. 38, 39). Die Zelle teilt sich zwischen ihnen, also der Länge nach, doch schwillt sie vorher häufig so sehr in die Breite, daß eine Querteilung vorgetäuscht werden kann (Fig. 40). Die Durchschnürung des Plasmas erfolgt übrigens so schnell, daß man trotz der intensiven Vermehrung nur selten Stadien von ihr zu sehen bekommt. Die Geißeln mit dem Basalkorn werden entweder von der einen Tochterzelle übernommen (Fig. 40) oder noch

häufiger schon vor Beginn der Teilung abgeworfen (Fig. 34—36) und dann von beiden jungen Zellen in der oben beschriebenen Weise neu gebildet (Fig. 39). Auf jeden Fall sehen wir auch hier eine Bestätigung des besonders nachdrücklich von Prowazek vertretenen allgemeinen Satzes, daß Geißeln (wie fibrilläre Gebilde überhaupt) sich bei der Zelldurchschnürung niemals teilen, sondern entweder unverändert übernommen oder ganz neu gebildet werden. Die Neubildung kann bei den Schwärmern noch vor Ablauf der Kerndurchschnürung beginnen (Fig. 37). Für gewöhnlich erfolgt dann die Loslösung des Basalkornes vom Caryosom bei beiden Kernen in derselben Richtung, und zwar nach dem bei der Bewegung vorderen Pole des Flagellaten hin, von dem auch die ursprüngliche Geißel ausgegangen war. Sehr auffallend ist es nun, daß in einigen, freilich seltenen Fällen (Fig. 41) das Basalkorn und demgemäß auch die Geißeln in entgegengesetzter Richtung gebildet werden, also von dem einen Kern nach vorn, von dem anderen nach hinten. Ein derartiges Verhalten ist wohl noch bei keiner anderen Art beschrieben worden und scheint zunächst gegen jede Polarität von Plasma wie Kern (und Kernteilung) zu sprechen, man müßte denn annehmen, daß sich der eine Kern vor Entstehung des Basalkornes gedreht hat.

Welche Rolle kommt nun den kleinen Schwärmern im Leben von *Gymnodinium fucorum* zu? Wie bei der den Peridineen offenbar nahe verwandten *Noctiluca* handelt es sich um die Frage: sind es Gameten oder Formen, die nach einem Befruchtungsvorgang entstehen? Einwandsfrei läßt sich dies natürlich erst dann entscheiden, wenn der ganze Entwicklungskreis lückenlos bekannt ist. Auf indirektem Wege kann man aber doch schon jetzt zu einem Schluß gelangen: In den Kulturen waren nämlich trotz ständiger Kontrolle niemals Copulationen der Schwärmer zu beobachten, wohl aber lassen sich Übergänge zur Gymnodiniumform feststellen: Die Flagellaten werden größer und runden sich ab, der Außenkern nimmt an Umfang und Chromatingehalt zu. Vor allem aber schwindet das Basalkorn im Plasma und die Geißeln sind ohne Unterbrechung bis ins Caryosom zu verfolgen. Man gelangt also allmählich zu Formen, die in der Mitte zwischen Schwärmern und typischen Gymnodinien stehen (Fig. 33) und sich von letzteren eigentlich nur noch durch die geringere Ausbildung des Außenkerns und eine gewisse Größendifferenz unterscheiden. Die Größendifferenz ist auch nicht sehr erheblich, da Formen, wie die in Fig. 33 wiedergegebene, mitunter größer sind, und andererseits typische Gymnodinien noch bedeutend kleiner als das in Fig. 28 gezeichnete Individuum sein können. Da somit

offenbar ein kontinuierlicher Übergang von den Schwärmern zur gewöhnlichen Gymnodiniumform besteht, so kann es sich hier schwerlich um Gameten handeln. Man darf daher schon jetzt mit großer Wahrscheinlichkeit sagen, daß der auch bei *Gymnodinium* wohl anzunehmende Sexualakt nicht nach, sondern vor der Bildung der Schwärmer erfolgt. Die Schwärmer selbst wären also eine metagame, der raschen Vermehrung der Art dienende Generation.

Damit gewinnt natürlich auch für die Schwärmer der den Peridineen wohl nahe verwandten Gattung *Noctiluca* die alte — später verschiedentlich in Zweifel gezogene — Anschauung Cienkowsky's eine neue Stütze, daß sie im Anschluß an eine Copulation gebildet werden.

II. Marine Ceratiumarten *(C. tripos, C. fusus, C. furca).*

Kern, Kernteilung und Geißelbildung.

Der Bau und die Teilung des Kernes von Ceratium ist von Lauterborn an *C. hirundinella* genau untersucht worden. Danach schien ein gewisser Unterschied gegenüber den besonders in den letzten Jahren bei einer großen Anzahl von Protozoen beschriebenen prinzipiell gleichartigen Teilungsvorgängen zu bestehen. Wohl zeigte Lauterborn, daß sich auch bei *C. hirundinella* das Chromatin bei der Durchschnürung ziemlich regelmäßig anordnet, aber Teilungscentren (Centriole) beobachtete er nicht.

Nachdem ich nun bei *Gymnodinium* alle Phasen der Kernteilung verfolgen konnte, schien es von besonderem Interesse, auch *Ceratium* zum Vergleich heranzuziehen. Wenn ich aber auch hierbei in einer Hinsicht zu anderen Ergebnissen gelangt bin als Lauterborn, da auch *Ceratium*, wie schon an dieser Stelle erwähnt sei, Centriole besitzt, so ist doch von vornherein besonders zu betonen, daß der hohe Wert der Lauterborn'schen Untersuchung hierdurch in keiner Weise berührt wird. Gerade bei einer eingehenden Nachprüfung muß man die Genauigkeit und Vollständigkeit seiner Beobachtungen immer von neuem bewundern, sind doch selbst die Punkte, wo ich seine Darstellung ergänzen kann, zum größten Teil schon von ihm selbst als weiterer Aufklärung bedürftig hingestellt worden. Daß aber eine Erklärung jetzt möglich war, ist einmal eine Folge der in den letzten Jahren gewonnenen neuen Gesichtspunkte, sodann jedoch auch des Umstandes, daß ich vorher das die fraglichen Ver-

hältnisse weit klarer zeigende, *Ceratium* verwandte *Gymnodinium* untersuchte.

Die Kerne der von mir studierten marinen *Ceratium*-Arten stimmen untereinander und mit dem Kerne von *Ceratium hirundinella* in allen wesentlichen Punkten genau überein. Bei den marinen Formen scheinen nur gewisse Variationen des Baues bei der gleichen Art häufiger und deutlicher hervorzutreten, die offenbar verschiedene zeitlich aufeinanderfolgende Stadien darstellen:

Der ruhende Kern besteht, wie schon Bütschli und Lauterborn zeigten, aus ziemlich großen und hellen Waben, die im optischen Querschnitt als Netzwerk erscheinen. In den „Knotenpunkten" sind zahlreiche kleine Körnchen chromatischer Substanz eingelagert (Fig. 42). Diese Körnchen können nun allmählich immer mehr an Umfang zunehmen, so daß der Kern nur aus einer Menge kleiner unregelmäßiger Brocken oder Kügelchen von Chromatin zu bestehen scheint (Fig. 45, 44), da die verbindenden blassen Wabenwände neben den sich intensiv färbenden Massen verschwinden und mitunter überhaupt nicht mehr nachweisbar sind. Erst von diesem Stadium aus erfolgt offenbar in der Regel die von Lauterborn eingehend beschriebene strangförmige Anordnung der Kernsubstanzen, die die Teilung einleitet.[1])

Stets befinden sich in den Kernen ferner ziemlich umfangreiche Kernkörperchen. Es sind dies aber keineswegs dem Caryosom von *Gymnodinium* (und anderen Protozoen) homologe Gebilde, da sie einen ganz anderen Bau besitzen und nicht die wichtige Rolle wie das Caryosom im Leben der Zelle spielen. Vor allen Dingen ist in den Kernkörperchen von *Ceratium* kein Centriol nachweisbar. Demgemäß haben sie auch mit der Kernteilung nichts zu schaffen, wie schon aus der Darstellung und den Figuren Lauterborn's hervorging. Klar wird dies ferner durch den Umstand bewiesen, daß ihre Zahl, wie auch Lauterborn betont, bereits im ruhenden Kern variiert. Gewöhnlich sind ein oder zwei vorhanden, doch konnte ich bis zu neun zählen (s. auch Fig. 45). Demgemäß sind diese Kernkörperchen auch nicht als „Caryosome", sondern als echte (Plastin)-Nucleolen im Sinne der älteren Autoren zu bezeichnen.

---

[1]) Auf diese Weise erklären sich auch die von den Angaben Lauterborn's etwas abweichenden Befunde anderer Forscher (Schütt, Plate, Entz) über den Bau der Peridineenkerne. Plate (bei *Pyrodinium bahamense*) und Entz (bei Ceratien) haben Stadien beobachtet, die wohl dem in Fig. 44 wiedergegebenen entsprechen; und bei dem „röhrenförmigen" Bau des Kernes nimmt schon Entz an, daß es sich um Vorbereitungen zur Teilung handelt.

Möglicherweise besteht aber doch ein gewisser genetischer Zusammenhang zwischen diesen Nucleolen und dem Caryosom von *Gymnodinium*, in der Weise, daß der erste Nucleolus aus einem echten Caryosom durch Ablösung des Teilungsorganells (Centriols) entstanden ist, etwa wie bei *Myxobolus* nach der Darstellung von Keysselitz (1908a) oder bei Hämogregarinen nach neueren Untersuchungen von Hartmann und Chagas.[1]) Im Kerne von *Ceratium* sieht man nämlich nicht allzu selten, und zwar immer dicht neben einem Nucleolus, ein oder zwei sich intensiv färbende kleine Körperchen, die sich von den übrigen chromatischen Körnern etwas abheben. Immerhin ist der Unterschied kein so großer, daß die besondere Natur dieser Körperchen dadurch bewiesen würde.

Anders wird es jedoch bei der Teilung und bei der Geißelbildung. Zur Zeit, wenn das übrige Kernmaterial sich zu Strängen anordnet, erfolgt in gleicher Richtung die Durchschnürung des Körperchens (Fig. 46), dessen Lage im Kern zunächst variieren kann. Erst bei der Teilung der Kernstränge findet man seine gewöhnlich noch nahe beieinander liegenden und durch eine Centrodesmose verbundenen Hälften in der Mitte zwischen den sich trennenden Kernhälften, mit denen sie gleichsinnig auseinanderrücken. Wäre der Massenunterschied zwischen den Kernen und diesen kleinen Körperchen nicht zu groß, so könnte man wenigstens bildlich auch hier oft von einem Auseinanderstemmen des Kernes durch das Teilungsorganell (Centriol) sprechen. Denn daß es sich hier um ein dem Centriol (resp. Caryosom s. u.) von *Gymnodinium* entsprechendes Gebilde handelt, kann nach den Teilungsbildern nicht mehr zweifelhaft sein. Auch hier teilt sich ja dies Körperchen vor der Durchschnürung des Kernes, auch hier kommt es zwischen die beiden neuen Kerne zu liegen, die es gewissermaßen auseinandertreibt, aber andererseits auch noch lange Zeit — durch die Centrodesmose zwischen seinen beiden Hälften — verbindet. Auch hier kann man endlich beobachten, daß bald das Teilungskörperchen, bald der Kern in der Durchschnürung weiter vorgeschritten ist.

Wenn man nun auch, wie die Fig. 46—51 beweisen, auf fast jedem Stadium der Teilung (und der Geißelbildung) das Körperchen feststellen kann, so gelingt ein solcher klarer Nachweis doch nur relativ selten. Wie im ruhenden Kern, so erschweren gleichfalls bei

[1]) Es sei aber betont, daß Fig. 42 noch nicht eine derartige Ablösung des Centriols beweist. Das sich teilende Körperchen liegt vielmehr auf dem Nucleolus, und es handelt sich nur um das erste Stadium der Geißelbildung, das dem in Fig. 43 dargestellten etwas vorangeht.

vielen Teilungsstadien die zahlreichen runden Chromatinbrocken die Erkennung so sehr, daß man nur beim Vorhandensein einer Centrodesmose sichergehen kann. Am klarsten tritt eine solche vor allem während der späteren Phasen (beim Auseinanderrücken der fertigen Kerne) hervor (Fig. 47—49), besonders wenn man nur wenig differenziert, da das Kernmaterial den Farbstoff in der Regel länger festhält (Fig. 50).

In dem prinzipiell wichtigsten Punkte, dem ständigen Vorhandensein die Teilung einleitender Centriole, stimmt also *Ceratium* mit *Gymnodinium* vollkommen überein. Daneben aber haben sich der Kern und die Kerndurchschnürung erheblich weiter entwickelt. Das bei *Gymnodinium* recht ansehnliche Caryosom hat an Bedeutung sehr eingebüßt. Seine wechselnde (mitunter noch immer nicht unbeträchtliche) Größe zeigt, daß es zwar mehr als ein Centriol darstellt, andererseits ist aber wohl sicher ein Teil des sonst zum Aufbau der Caryosome dienenden Materials bei *Ceratium* zur Bildung der Nucleolen verwandt worden. Diese Verhältnisse erinnern daher noch am meisten an das Coccidium, *Adelea Zonula*, bei dem ja auch nach der Darstellung von Moroff neben einem größeren vergänglichen Kernkörperchen ein kleineres kontinuierliches als Teilungsorgan dienendes Gebilde vorhanden ist, das Moroff „Nucleocentrosom“ nennt. Es dürfte wohl am zweckmäßigsten sein, diese Bezeichnung auch hier, wie überhaupt in allen den Fällen anzuwenden, wo außer dem kleinen Teilungsorgane im Kerne noch echte Nucleolen vorhanden sind.

Während das Caryosom eine derartig weitgehende Rückbildung erfahren hat, ist der Außenkern an Umfang und Chromatinreichtum gewachsen. Auch der Teilungsmodus ist bei ihm höher entwickelt, indem seine Substanz bereits in sich ziemlich gleichmäßig durchschnürende Stränge angeordnet wird, wie dies Lauterborn eingehend beschrieben hat (vgl. auch Fig. 46—51). Von echten Chromosomen unterscheiden sich diese Fädchen einmal durch die große Variabilität ihrer Anzahl, sodann auch dadurch, daß sie unter sich noch verbunden sein können, wie denn überhaupt das Wabenwerk auf allen Stadien bis zu einem gewissen Grade erhalten bleibt.

Dagegen ist die bereits bei *Gymnodinium* angebahnte Unabhängigkeit der Durchschnürung des Kerns von der des Caryosoms bei *Ceratium* sehr viel weiter gegangen. Nicht nur bilden und teilen sich die Kernstränge selbständig (ebenso wie die echten Chromosomen!), also häufig auch vor der Teilung des „Nucleocentrosoms“, sondern mitunter können sogar schon die Kernhälften weit aus-

einander gerückt sein, während das Nucleocentrosom noch als einheitliches Körperchen in der Mitte zwischen ihnen liegt. Auf einem derartigen Stadium hat offenbar auch Lauterborn einmal das Nucleocentrosom beobachtet und als an ein Zwischenkörperchen erinnerndes Gebilde beschrieben. Nach seiner Abbildung scheint es aber, daß innerhalb des Nucleocentrosoms bereits zwei auseinandergewichene Centriole liegen.

Die sich an die Kernteilung anschließende Zelldurchschnürung zeigt keine wichtigen Besonderheiten und ist gleichfalls von Lauterborn geschildert worden.

Von der Geißelbildung konnte ich nur die ersten Stadien nachweisen, da die weiter entwickelten Geißeln beim Konservieren der Ceratien in der Regel verloren gehen und ich kein frisches Material zur Verfügung hatte. Immerhin genügen schon Bilder wie die in Fig. 42—44 dargestellten, um zu erkennen, daß die Geißeln prinzipiell in der gleichen Weise wie bei *Gymnodinium* entstehen. Zunächst wird also vom Nucleocentrosom (Centriol) aus durch Teilung ein Basalkorn gebildet, das mit dem Nucleocentrosom noch lange durch eine Centrodesmose verbunden bleiben kann (Fig. 44). Diese Centrodesmose ist sogar nicht selten von einer Deutlichkeit und Schärfe, wie wohl bei nur wenigen anderen Formen (Fig. 44), so daß auf solchen Stadien natürlich auch das Teilungsorganell besonders einwandsfrei nachgewiesen werden kann. — Späterhin scheint das Basalkorn weiter ins Plasma zu rücken, während die Verbindung mit dem Nucleocentrosom schwindet. Entz hat denn auch unlängst angegeben, daß die Geißeln aus Basalkörnern entspringen.

Cystenbildung.

Vor einigen Jahren sind von Zederbauer und später auch von Entz Beobachtungen veröffentlicht worden, die für eine Copulation bei *Ceratium hirundinella* zu sprechen scheinen. Beide Forscher sahen zahlreiche Ceratien paarweise durch aus den Panzern heraustretende Protoplasmabrücken verbunden, die sehr an Copulationsschläuche erinnerten. Zederbauer, der die Vorgänge nur im Leben untersuchte, gibt an, daß schließlich eine Copulationscyste (Zygospore) entsteht, deren Weiterentwicklung er nicht beobachten konnte. Er nimmt aber an, daß aus ihr die schon seit längerer Zeit bekannten größeren Ceratiumcysten hervorgehen, über deren Bildung keine genaueren Angaben vorliegen.

Entz bearbeitete auch gefärbtes Material, konnte aber trotzdem

die Kernvorgänge, von denen Zederbauer nichts erwähnt, nicht befriedigend aufklären. Bei „conjugierten“ Individuen zeigten die Kerne keinerlei Veränderungen, wohl aber waren nicht selten bei Ceratien „mit Resten des Copulationsschlauches“ zwei Kerne zu sehen. Entz glaubt daher, daß nur der Kern des einen Ceratiums durch die Plasmabrücke in das andere hinüberwandert, daß also „vielmehr eine Art Befruchtung als eine Zygosporenbildung“ stattfindet. Beweise für diese Anschauung hat er eigentlich nicht, wenn man von dem Vorhandensein zweikerniger und kernloser Exemplare mit Resten des „Copulationsschlauches“ absieht, Erscheinungen, die, wie wir sehen werden, eine ganz andere Deutung zulassen.

In konserviertem Plankton, das ich im Dezember vorigen Jahres erhielt, und das von der holländischen Küste sowie aus der Gegend von Borkum stammte, konnte ich gleichfalls, und zwar bei sämtlichen von mir studierten Arten verschiedene Stadien des Austretens des Zellinhalts auffinden. Die Vorgänge sind aber — wenigstens bei den marinen Formen — etwas anders aufzufassen, als es Zederbauer und Entz für *Ceratium hirundinella* annehmen.

Ganz wie bei *Ceratium hirundinella* tritt auch bei den marinen Arten das Protoplasma aus dem Panzer heraus. Stets erscheint es dichter gebaut als bei gewöhnlichen Exemplaren. Häufig, aber nicht immer, enthält es zahlreiche Öltropfen und macht auch selbst den Eindruck, als wenn es aus zahlreichen kleinen Kügelchen bestände. Die Abbildungen Taf. III Fig. 52—54 zeigen — absichtlich bei verschiedenen Arten — das fortschreitende Austreten des Plasmas. Allmählich rückt auch der Kern nach (Fig. 53) und liegt schließlich ebenfalls außerhalb des Panzers. Ungefähr gleichzeitig umgibt sich das hervorgequollene Plasma mit einer sich ständig verstärkenden Membran (Fig. 54), so daß auf diese Weise eine dickwandige und nicht leicht färbbare Cyste entsteht, die anfangs dem nur noch Reste von Protoplasma enthaltenden alten Ceratiumpanzer anliegt, später aber von ihm wohl durch äußere Einflüsse getrennt wird. Die fertige Cyste (Fig. 55) ist rund und entspricht durchaus den runden Cysten, die Zederbauer als „Zygospore“ für *Ceratium hirundinella* abbildet. Ihre Größe variiert bei den verschiedenen Stadien sehr. Da nun aber alle Stadien von Beginn des Plasmaaustritts bis zur fertigen Cyste beobachtet werden konnten, so ist es sicher, daß bei den hier betrachteten marinen Arten die Cysten nicht aus einer Copulation hervorgehen. Ganz selten waren zwar zwei ziemlich fest verbundene Ceratien mit herausgetretenem Plasma zu sehen, doch hatte in solchen Fällen stets jedes der beiden Individuen bereits

eine feste Cystenmembran angelegt, und diese Membranen waren nur äußerlich miteinander verklebt. Auch die Kerne waren auf solchen Stadien unverändert.

Die runden Cysten (Fig. 55) scheinen sich für gewöhnlich längere Zeit wenigstens äußerlich nicht zu verändern und so zu überwintern. In einigen Fällen erfolgt aber schon bald eine Weiterentwicklung; zunächst lockert sich das anfangs recht dichte Plasma allmählich unter Vacuolenbildung auf (Fig. 56), wobei die ganze Cyste gedehnt wird. Sie nimmt erheblich an Umfang zu und wird oval- bis bohnenförmig. Auf diese Weise entstehen also die schon früher bekannten größeren Cysten von *Ceratium* (Fig. 57), deren Abstammung von seinen „Zygosporen" schon Zederbauer annahm. Alsdann treibt das Protoplasma einzelne Fortsätze, die die Cystenmembran entsprechend ausdehnen (Fig. 58) und schließlich durchbrechen, um zu den typischen Ceratiumhörnern auszuwachsen (Fig. 59). Prinzipiell stimmen diese Vorgänge offenbar mit der Keimung der „Dauercyste" von *Ceratium cornutum*, soweit sie von Schilling festgestellt werden konnte, überein. Während der Entstehung der Fortsätze kann man die mannigfachsten Bilder beobachten, die häufig (Fig. 58) an verschiedene Peridiniumarten erinnern, nur daß an Stelle des gegliederten Panzers die ungleich dickere Cystenmembran das Plasma umhüllt. Mit der Ausbildung des jungen Ceratiums ist der Entwicklungskreis geschlossen.

Der ganze Prozeß der Cystenbildung wird bei *Ceratium tripos*, *fusus* und *furca*, wie wir gesehen haben, sicher nicht durch eine Copulation eingeleitet. In der Cyste spielen sich nun aber Kernteilungsvorgänge ab, die eine Autogamie vermuten lassen. Häufig schickt sich der Kern schon bei seinem Austritt aus dem Panzer zur Teilung an, wie Fig. 53 klar erkennen läßt; ja in einigen Fällen hatte er sich sogar auf Stadien, die dem in Fig. 52 abgebildeten entsprechen, bereits vollständig durchschnürt. Die beiden schon abgerundeten Kerne lagen dann näher beieinander als es bei der gewöhnlichen Teilung zu beobachten ist.

Die Bilder von Entz lassen sich wohl einfacher und ungezwungener in derselben Weise deuten; auch bei ihnen wird es sich nicht um das Eindringen eines fremden, sondern um die Teilung des eigenen Kernes der betreffenden Ceratien handeln, auch nicht um „Reste des Copulationsschlauchs", sondern um den Beginn des Plasmaaustritts.

Daß es sich bei diesen Kernteilungsvorgängen, wenigstens bei den marinen Arten (*C. tripos*, *C. fusus*, *C. furca*), um Autogamie

handelt, kann ich freilich aus Mangel an Material von diesen Stadien vorläufig, wie gesagt, nur vermuten, und zwar gründet sich diese Vermutung vor allem darauf, daß die Cysten während ihrer späteren Entwicklung und bei der „Keimung" einkernig sind, es muß also wohl wieder eine Kernverschmelzung, d. h. eine Autogamie, erfolgt sein.

Damit soll aber keineswegs in Abrede gestellt werden, daß bei *Ceratium hirundinella* (trotz der von Entz abgebildeten, ebensogut für Autogamie sprechenden Bilder) echte Copulation und Zygosporenbildung vorliegen kann. Ist es doch auch bei den Diatomeen zu beobachten, daß bei nahverwandten Arten teils Amphimixis, teils Autogamie besteht.[1])

Mag es sich nun im einzelnen um Autogamie oder Amphimixis handeln, auf jeden Fall kommt es wohl bei den Ceratien nach einer langen Reihe vegetativer Vermehrungen mit dem Eintritt der kälteren Jahreszeit zu einem Sexualakt und daran anschließend zu einem der Überwinterung dienenden Ruhestadium.

Allgemeiner Teil.

A. Kernteilung.

Die von uns verfolgten Teilungsprozesse bei den Dinoflagellaten sind auch in theoretischer Hinsicht nicht ohne Interesse: Die Untersuchungen der letzten Jahre haben die Aufklärung der Kernteilungsvorgänge bei den Protozoen wesentlich gefördert. Seitdem Hartmann und Prowazek (1907) zuerst auf die Homologie von Caryosom und Centrosom,[2]) sowie auf das Vorhandensein eines Teilungsorganells (Centriols) im Caryosom hingewiesen haben, ist diese Anschauung in ungeahntem Umfange gestützt und bestätigt worden. Konnte man doch bei den verschiedensten Gruppen (Amöben, Heliozoen, Radiolarien, Flagellaten, Coccidien) Centriole nachweisen. In seinem neuen „Lehrbuch der Protozoenkunde" stellt nun Doflein den „bläschenförmigen Kernen" der meisten Protozoen, deren Teilung nach dem Typus einer einfachen oder komplizierten Mitose verläuft, die Kerne von „massigem"

[1]) Vgl. M. Hartmann: Autogamie bei Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.

[2]) Der Blepharoplast der „Binucleaten", der damals von Hartmann u. Prowazek gleichfalls herangezogen wurde, ist nach neueren Untersuchungen (Rosenbusch, Chagas) ein vollständiger Kern, der selbst ein Caryosom enthält, also nicht ohne weiteres mit Caryosom und Centrosom homologisiert werden kann.

Bau gegenüber. Die Teilungsbilder bei den massigen Kernen, zu denen vor allem die Macronuclei der Infusorien und der Kern von *Ceratium* gerechnet werden, sollen „vielfach vollkommen der Amitose bei den Metazoen entsprechen".

Die vorliegenden Dinoflagellatenuntersuchungen zeigen aber wohl zur Genüge, daß eine derartige äußerliche Einteilung unhaltbar ist, da zwischen der Vermehrung von (generatives Material enthaltenden) massigen und bläschenförmigen Kernen kein prinzipieller Unterschied besteht: konnte doch nicht nur die große Übereinstimmung und nahe Verwandtschaft des typischen massigen Kernes von *Ceratium* mit dem typisch bläschenförmigen von *Gymnodinium*, sondern auch bei beiden das Vorhandensein von Centriolen nachgewiesen werden.

Da ferner Hartmann und Chagas (nach unveröffentlichten Beobachtungen) bei Infusorienkernen gleichfalls ein Centriol feststellten und für die multiple Teilung vor allem die Untersuchungen von Hartmann an Radiolarien und Jollos an Coccidien prinzipiell die gleichen Verhältnisse ergeben haben, so ist schon heute kaum noch daran zu zweifeln, daß jede teilungsfähige und lebenskräftige tierische Zelle, sei es intra- sei es extra-nucleär ein dauernd vorhandenes Teilungsorganell (Centriol) besitzt. — Und das Vorhandensein derartiger Centren ist das wichtigste Kriterium, das alle anderen Teilungsformen, so verschieden sie auch sonst entwickelt sein mögen, gegenüber der Amitose mancher dem Untergange geweihter Metazoen-Zellen zu einer Einheit zusammenschließt.

Innerhalb der Gruppe der Peridineen können wir nun aber auch ähnlich wie bei den Englenoideen eine fortschreitende Ausbildung des Kernteilungsmodus erkennen: Bei *Gymnodinium fucorum* sind zwar Centriole vorhanden und die Durchschnürung des Kernes erfolgt ziemlich gleichmäßig, doch ist noch keine besondere Gruppierung der chromatischen Substanz weder beim Caryosom noch beim Außenkern festzustellen. Die Teilung vollzieht sich ungefähr in derselben Weise, wie es in den letzten Jahren für eine Reihe von Amöben, Flagellaten und Coccidien beschrieben worden ist. („Promitose" Nägler). Bei *Ceratium* sehen wir neben dem Zurücktreten des Caryosoms eine klare, an Chromosomen erinnernde, Anordnung des Kernchromatins: es fehlt aber noch die Sonderung in vollständig getrennte Stücke von konstanter Zahl. Bei *Gonyaulax* endlich ist dieser letzte Schritt getan, indem (nach Entz) bereits typische sich der Länge nach spaltende Chromosomen ausgebildet werden.

B. Die Beziehungen der Peridineen zu anderen Protisten.

Die genauere Kenntnis des Baues und der Teilungsvorgänge bei den Peridineen gibt auch die Möglichkeit, die Beziehungen dieser Gruppe zu anderen Protozoen etwas klarer festzulegen.

Bei der Besprechung der Teilung von *Gymnodinium fucorum* ist schon auf die Übereinstimmung mit *Oxyrrhis* hingewiesen worden. Diese bisher zu den Cryptomonadinen gestellte Form hat nach den Untersuchungen von Keysselitz (1908) einen Kern, der dem von *Gymnodinium fucorum* vollkommen analog gebaut ist. Auch bei *Oxyrrhis* besteht der gut entwickelte Außenkern aus zahlreichen, regelmäßig angeordneten chromatischen Körnchen; im Innern befindet sich auch hier ein Caryosom (mit deutlichem Centriol), das wie bei *Gymnodinium* mitunter eine Art Membran besitzt, eine Erscheinung, die sonst bisher bei keiner Art beobachtet worden ist. Eine feine Kernmembran kann man dagegen auch bei *Oxyrrhis* nur im Leben sehen. Und wie der Bau, so stimmt auch die Teilung des Kernes bei *Oxyrrhis marina* und *Gymnodinium fucorum* überein, kommen doch selbst die von mir oben geschilderten Variationen bei *Oxyrrhis* fast genau in gleicher Weise vor. Bei einer derartig weitgehenden Übereinstimmung kann man wohl nicht im Zweifel sein, daß *Oxyrrhis* mit *Gymnodinium* sehr nahe verwandt ist und demgemäß zu den Dinoflagellaten gerechnet werden muß. Diese Verwandtschaft wird um so sicherer, wenn man ferner erwägt, daß *Oxyrrhis* sich im Gegensatz zu allen anderen Flagellaten (im engeren Sinne) durch Querteilung vermehrt, ein Verhalten, das aber auch für manche Peridineen angegeben wird.

Oxyrrhis marina wurde bisher zu den Cryptomonadinen gestellt, und bei den Cryptomonadinen vermutete schon Bütschli den Ursprung der Dinoflagellaten. Durch die Aufklärung der Verwandtschaft von *Oxyrrhis* und *Gymnodinium* und besonders durch die Kenntnis der Schwärmer von *Gymnodinium fucorum* gewinnt diese Anschauung eine feste Stütze. Speziell mit *Cyathomonas*, einer Gattung, die Bütschli noch zu den Cryptomonadinen rechnet, die aber nach neueren noch nicht veröffentlichten Untersuchungen von Hartmann und Chagas einen Übergang von den Protomonadinen zu den Cryptomonadinen bildet, besitzen die Schwärmer in Bau und Teilung des Kernes große Ähnlichkeit. Von hier aus müssen also wohl die Peridineen abgeleitet werden, die sich cytologisch von Proto- und Cryptomonadinen vor allem durch die hohe Entwicklung des Außenkernes und die

allmähliche Rückbildung des Caryosoms unterscheiden, eine Entwicklung, die aber noch bei der Umwandlung der Schwärmer in typische Gymnodinien verfolgt werden kann, und die in der Reihe der Peridineen selbst noch weiter fortschreitet.

Die Beziehungen der Peridineen zu den Flagellaten im engeren Sinne sind damit wohl klargestellt; seit langem glaubten nun aber auch viele Forscher an eine Verwandtschaft mit den Cystoflagellaten. Die vorliegenden Dinoflagellatenstudien bieten hierfür gleichfalls manche Anhaltspunkte: Cytologisch ist eine Ähnlichkeit des Kernbaues und (trotz des Fehlens der „Sphäre") der Teilungsvorgänge von *Ceratium* mit *Noctiluca* kaum zu verkennen. Noch weit bedeutsamer aber ist das Auftreten kleiner Schwärmer bei *Gymnodinium*, eines Stadiums, das bei keinen anderen Flagellatengruppen in dieser Weise zur Ausbildung gelangt, und das eine Übereinstimmung des Entwicklungskreises von *Gymnodinium* und *Noctiluca* in hohem Maße wahrscheinlich macht.

In bezug auf die äußere Gestalt sind ja auch schon Übergänge von den Peridineen zu den Cystoflagellaten bekannt. So stellt die Gattung *Erythropsis* Hertwig Peridineen dar, die wie *Noctiluca* ein Flagellum besitzen, und *Pyrocystis* (*Gymnodinium*) *lunula* erscheint besonders nach den Untersuchungen von Dogiel auf manchen Stadien als angeschwollene Kugel, bei der das eigentliche lebendige Plasma nur eine Calotte einnimmt. Bau und Vermehrung erweisen aber diese Art dabei als echte Peridinee.

Der Zusammenhang zwischen Peridineen und Cystoflagellaten ist also schon bei unseren heutigen Kenntnissen ein so enger, daß er wohl auch in systematischer Hinsicht zum Ausdruck gebracht werden muß. Es empfiehlt sich daher beide Gruppen, ähnlich wie es bereits Stein tat, aber Bütschli in seinem Protozoenwerke (bei dem damaligen Wissen mit Recht) verwarf, zu einem dem Flagellaten (Autoflagellaten, Euflagellaten) gleichgestellten Unterstamm zu vereinigen. Diesem kommt dann — also im weiteren Sinne als jetzt üblich — der Name „Dinoflagellaten" zu, während die beiden Ordnungen, aus denen er besteht, die Bezeichnungen Peridineen und Cystoflagellaten behalten.

Beziehungen der Peridineen zu den Diatomeen (Bacillariaceen), die besonders von botanischer Seite hervorgehoben werden, bedürfen noch der Prüfung. Eine genauere Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei *Ceratium* dürfte wohl auch hierüber Aufklärung bringen.

Literaturverzeichnis.

Die Arbeiten bis zum Jahre 1884 sind in dem Werke von Bütschli angegeben und hier daher nicht mit aufgeführt.

Bonnevie, K. (1908): Chromosomenstudien. Arch. f. Zellforschung Bd. 7.

Bütschli, O. (1883—87): Mastigophora. in: Bronn's Kl. u. Ordn. des Tierreichs Bd. I Abt. 2. Leipzig u. Heidelberg (C. F. Winter).

Doflein, F. (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena (G. Fischer).

Dogiel, V. (1906): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitteil. Zool. Station Neapel Vol. 18.

Entz, G. (1909): Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Mathem. u. naturw. Abh. aus Ungarn Vol. 25.

Frosch, P. (1897): Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Centralbl. f. Bakteriol. Bd. 21.

Hartmann, M. (1909): Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. 29.

Hartmann, M. u. Chagas, C. (1910): Flagellatenstudien. Mem. d. Inst. Oswaldo Cruz V. I, 3 (im Druck).

Hartmann, M. u. v. Prowazek, S. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Keysselitz, G. (1908): Studien über Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

— (1908a): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Küster, E. (1908): Eine kultivierbare Peridinee. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Lauterborn, R. (1895): Protozoenstudien. I. Kern und Zellteilung von Ceratium hirundinella. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 59.

— (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.

Moroff, Th. (1906): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Plate, L (1906): Pyrodinium bahamense n. gen. n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.

Prowazek, S. v. (1910): Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig (B. G. Teubner).

Rosenbusch, F. (1909): Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Schaudinn, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaeta. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20.

Schilling, A. (1891): Die Süßwasserperidineen. Flora 1891.

Schütt, F. (1895): Die Peridineen der Planktonexpedition. I. Kiel u. Leipzig 1895.

— (1896): Peridiniales in Engler-Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien I. 1. Leipzig.

Zederbauer, E. (1909): Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. Berichte der Deutschen Botan. Ges. Vol. 22.

Lebenslauf.

Ich, Victor Jollos, Sohn des Schriftstellers Dr. iur. Gregor Jollos †, bin am 12. August 1887 zu Odessa (Rußland) geboren und evangelischer Konfession. Wenige Jahre nach meiner Geburt siedelten meine Eltern nach Deutschland über, wo ich meine gesamte Ausbildung erhielt. Ich besuchte zuerst Privatschulen in Heidelberg und Berlin, dann das Kgl. Wilhelmsgymnasium zu Berlin, das ich im Herbst 1905 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um mich dem Studium der Naturwissenschaften, speziell der biologischen Disziplinen, zu widmen. Ich studierte an den Universitäten Berlin und München und nahm teil an den Vorlesungen oder Übungen der Herren Dozenten: Abderhalden, Branca, Deegener, Emil Fischer, M. Hartmann, Heymons, Kny, Lockemann, Poll, F. E. Schulze in Berlin und v. Baeyer, Brentano, Doflein, Goldschmidt, R. Hertwig, Mollier, Rönthgen, v. Voit † in München. Ich arbeitete vor allem im Protozoenlaboratorium des Instituts für Infektionskrankheiten zu Berlin unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Hartmann.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.